# Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon.

---

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der Doktorwürde**

der

hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Universität München

vorgelegt von

**Frhr. Wilhelm von Reitzenstein**

aus Metz in Lothr.

---

München

1904.

# Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon.

---

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung der Doktorwürde**

der

hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der

Universität München

vorgelegt von

**Frhr. Wilhelm von Reitzenstein**

aus Metz in Lothr.

---

München

1904.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 21. Abt. f. Anatomie. 1904.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Giessen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

# Lebenslauf.

Ich, Freiherr Wilhelm von Reitzenstein wurde am 22. September 1879 als Sohn des Kaiserl. Bezirkspräsidenten Dr. Freiherr Friedrich von Reitzenstein und seiner Frau Claudia, geb. Freiin von Reitzenstein, zu Metz in Lothr. geboren. Nach Übersiedlung meiner Eltern nach Freiburg in Baden besuchte ich dort die Volksschule und hierauf das humanistische Gymnasium, das ich im Juli 1898 absolvierte. Zuerst studierte ich Naturwissenschaften (Chemie) an der Universität zu München und hörte die Vorlesungen von Professor von Baeyer und von Lommel. Dann beschäftigte ich mich mit Landwirtschaft, Nationalökonomie und Zoologie an der Universität Leipzig und besuchte die Vorlesungen der Herren Professoren: Kirchner, Bücher, Chun, Credner. Diese Studien setzte ich auch noch an der Technischen Hochschule zu München fort, wo ich die Herrn Professoren v. Soxhlet, Pott, Lintner, Öbbecke hörte. Im April 1902 wandte ich mich alsdann hauptsächlich der Zoologie zu und arbeitete im Zoologischen Institut der Universität München bei Herrn Professor Dr. R. Hertwig. Außerdem besuchte ich noch die Vorlesungen und die praktischen Übungen der Herrn Professoren Göbel und Rothpletz.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552301_0066

*Nachdruck verboten.*
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon.

Von

Frhr. **W. v. Reitzenstein.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

---

## Einleitung.

Unter den zahlreichen Arbeiten über die einfachen Augen (Ocellen) der Arthropoden sind nur wenige, die sich mit der Entwicklung derselben befassen. Aber auch diese wenigen stimmen in ihren Resultaten keineswegs überein. Was die Klasse der Insecten anbelangt, so wurde hier die Entwicklung nur bei der Ordnung der Hymenopteren eingehender untersucht und zwar durch Redikorzew bei *Apis mellifica* und kurz darauf durch Zaŷrel bei verschiedenen *Vespa*-Arten. Alle frühern Arbeiten behandelten die Entwicklung nur unzureichend und ohne Beigabe von genügenden Abbildungen, so daß man nicht imstande war, sich danach von einem so komplizierten Vorgang wie dem bei der Entwicklung der Insectenocellen eine genügende Vorstellung zu machen.

Nach den nur wenig differierenden Resultaten Redikorzew's und Zaŷrel's über die Entwicklung des Hymenopterenocellus allein jedoch ein für die Entwicklung der Ocellen einer so umfangreichen Klasse wie die der Insecten gültiges Schema aufzustellen, ist selbst-

verständlich unzulässig. So möchte auch ich auf Grund meiner auf zwei Ordnungen, nämlich die der Orthopteren und die der Pseudoneuropteren, sich erstreckenden Beobachtungen keineswegs behaupten, daß diese auch für alle andern Insecten maßgebend seien, sondern ich kann vorläufig nur aus verschiedenen dafür sprechenden Anzeichen schließen, daß dies der Fall ist, und hoffe, in nächster Zeit durch Untersuchungen bei Vertretern anderer Ordnungen die Beweise dafür erbringen zu können.

Ein frontaler Schnitt durch den Kopf von *Periplaneta orientalis*, der die klaren Bilder zweier großer Ocellen zeigte, ließ in mir den Gedanken aufkommen, daß vielleicht gerade dieses Insect sich besonders für die Untersuchung der Ocellenentwicklung eigne, worin ich auch nicht getäuscht wurde. Bei der Häufigkeit von *Periplaneta* konnte ich große Kulturen anlegen und hatte so stets frisch gehäutetes Material zur Verfügung, das mir ermöglichte, bis zu 7 $\mu$ dünne, lückenlose Schnittserien herzustellen. Die Tiere wurden sofort nach der Häutung decapitiert und die Köpfe in heißer Perenyi'scher Flüssigkeit konserviert, alsdann auf die gewöhnliche Weise in Paraffin gebracht, wozu ich noch bemerken möchte, daß ich die besten Resultate mit einer Mischung von $^1/_3$ überhitztem und $^2/_3$ weichem Paraffin (45°) erhielt, wogegen hartes Paraffin allein gar keine guten Dienste leistete. Wo nicht eigens angegeben, ist die Schnittrichtung eine frontale. Gefärbt wurde lediglich mit Delafield'schem Hämatoxylin.

Da mir die Beobachtungen bei *Periplaneta orientalis* in manchen Punkten wegen des rückgebildeten Zustandes der Ocellen derselben noch nicht einwandfrei erschienen, so stellte ich noch Untersuchungen bei Ephemeriden an, da diese mir zu diesem Zwecke in gleichem Maße geeignet dünkten.

Hierzu verwandte ich hauptsächlich die im Wasser lebenden Larven von *Cloëon*. Die sehr feine Cuticula derselben erlaubte durchwegs, Schnittserien von 5 $\mu$ Dicke herzustellen. Allerdings bot die Konservierung einige Schwierigkeiten. Die Tiere wurden ebenfalls decapitiert und, da die Mundwerkzeuge die Konservierungsflüssigkeit nur schwer eindringen ließen, diese im Zusammenhang entfernt. Perenyi'sche Flüssigkeit, die bei *Periplaneta* so vorzügliche Dienste geleistet hatte, versagte hier vollständig. Ebenso ergaben 94 % und 70 % Alkohol, Sublimat-Eisessig, Sublimat-Formol, Pikrinessigsäure nur mittelmäßige Resultate. Endlich erhielt ich mit einem Gemisch von $^1/_3$ conc. Sublimat und $^2/_3$ abs. Alkohol die

klarsten Bilder. Von Färbungen wandte ich hier die von Redikorzew empfohlene Doppelfärbung Boraxkarmin-Bleu de Lyon an sowie die von Malhori (in: Z. wiss. Mikrosk., V. 18, Heft 2, p. 175) angegebene dreifache Färbung, Säurefuchsin, Anilinblau, Orange, womit sich besonders die Stäbchen schön gelbbraun färbten und so stark vom lichtblau gefärbten Plasma abstachen.

Auch die Eisenalaun-Hämatoxylinmethode nach M. Heidenhain ist zu empfehlen. Zum Entpigmentieren der aufgeklebten Schnitte wurde das Verfahren mit freiem Chlor nach Paul Mayer benutzt (s. Lee u. Mayer, Grundz. d. mikrosk. Technik, p. 289). Die Abbildungen wurden bis auf Fig. 7 u. 8 der Übersichtlichkeit halber, trotzdem einige Präparate dazu nach Malhori gefärbt waren, im Ton der Boraxkarmin-Bleu de Lyon Doppelfärbung wiedergegeben. Eine wesentliche Schematisierung derselben wurde durchwegs vermieden.

Alsdann möchte ich mir an dieser Stelle erlauben, meinem verehrten Lehrer Herrn Professor Dr. R. Hertwig für die Anregung und das allezeit freundliche Interesse bei dieser Arbeit meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.

## Literarisch-historische Übersicht.

Bevor ich auf die Anschauungen der verschiedenen Autoren eingehe, möchte ich noch einen wichtigen Punkt erörtern.

Schon Grenacher beobachtete bei den Arachnoiden einen Dimorphismus der Ocellen, doch erst Bertkau und nach ihm Hentschel traten für eine scharfe Trennung derselben in Haupt- und Nebenaugen ein. Bei den Beobachtungen dieser letztern stellte es sich nämlich heraus, daß die Haupt- und Nebenaugen sich nicht nur in ihrem Bau, sondern auch in ihrer Entwicklung wesentlich voneinander unterscheiden.

Ihrem Beispiel folgte auch Redikorzew, indem er für die Insectenocellen ebenfalls eine Trennung vorschlug, und zwar in Scheitel- oder Stirn- und in Seitenocellen, d. h. Ocellen, die bei Imagines und Larven, denen Facettenaugen fehlen, deren Stelle vertreten. Hierin stimme ich vollkommen mit Redikorzew überein, ja ich glaube sogar die Vermutung aussprechen zu können, daß Scheitelocellen der Insecten und Hauptaugen der Arachnoideen sich auf gleiche Weise entwickeln. Da ich mich nun mit den Seitenocellen der Insecten gar nicht befaßt habe, so möchte ich auch von der Literatur nur dasjenige hier eingehender berücksichtigen, was von den

Scheitelocellen der Insecten und den sogenannten Hauptaugen der Spinnen handelt.

Wie schon oben erwähnt, bringen die meisten ältern Arbeiten nur weniges über die Entwicklung der Ocellen; so teilt Grenacher in seiner hervorragenden anatomischen Arbeit über das Sehorgan der Arthropoden nur mit, daß er die sämtlichen Weichteile der Ocellen für Modifikationen ein und derselben Zellenlage, nämlich der Hypodermis, halte. Grenacher vermutet, daß die Entwicklung der Ocellen auf eine Einstülpung derselben zurückzuführen ist, deren Lumen durch das starke Wachstum der Zellen verschwindet. Die den Boden dieser Einstülpung bildenden Zellen läßt er sich zur Retina differenzieren.

Die hierauf folgende Arbeit William Patten's ergibt bei der Larve von *Acilius* eine Invagination, die jedoch nicht vollständig zum Abschluß kommt, sondern deren innerste Wand sich zur Retina differenziert, während aus den beiden äußern Zellenlagen Glaskörper und Linse hervorgehen. In einer spätern Arbeit über *Vespa* vertritt derselbe Autor die Auffassung, daß die zweischichtigen Ocellen dieser Hymenopteren durch Delamination aus einer einzigen Zellenschicht hervorgehen.

Diesen Standpunkt vertritt auch Carrière in seinen Studien über die Entwicklung der Ocellen bei Chrysididen und Ichneumoniden. Allerdings läßt er noch auf der Außenseite der durch Delamination entstandenen Augenanlage eine taschenförmige, schräg nach unten gerichtete Einstülpung sich bilden, in welche beide Schichten in ihrer normalen Lage eingehen.

In jeder Beziehung eingehend behandeln jedoch erst Redikorzew und Zavřel die Entwicklung der Insectenocellen. Da beide, wie schon erwähnt, zu diesem Zwecke Hymenopterenmaterial benutzten, nämlich *Apis mellificia* und verschiedene Arten von *Vespa*, und dabei in der Hauptsache zu gleichen Resultaten gelangten, kann ich mich darauf beschränken, hier die Beobachtungen Redikorzew's anzuführen. Nach ihm entwickelt sich der Ocellus aus einer lokalen Verdickung der Hypodermis, worauf ein Auseinanderrücken und die Differenzierung der Zellen dieser Verdickung in zwei übereinandergelagerte Schichten erfolgt. Jetzt findet eine oberflächliche Einstülpung statt, die sich allmählich vertieft, was dadurch bewirkt wird, daß die rasch sich vermehrenden Zellen in einer Ebene nicht mehr Platz haben und sich deshalb in nach innen gewölbten Schichten anordnen. Hierauf lösen die Ocellen sich von der Hypodermis ab

und werden durch die sich verkürzenden Nervi optici in das Innere des Kopfes hineingezogen. Sekundär folgt eine Wiederverwachsung mit der Hypodermis, worauf die Entwicklung der Ocellen durch die vollständige Differenzierung der einzelnen Elemente des Ocellus beendet wird.

Das Endresultat aller dieser Untersuchungen über die Entwicklung der Insectenocellen, sei es, daß dieselben durch Einstülpung (Grenacher, Carrière), sei es, daß sie durch Delamination (Patten, Redikorzew, Zavřel) entstehen, ist also die Ansicht, daß die Ocellen der Insecten aufrechte zweischichtige Augen sind, deren distale Schicht sich zum Glaskörper, deren proximale sich zur Retina differenziert.

Nach meinen Untersuchungen an *Periplaneta* und *Cloëon* sehe ich mich genötigt, dieser Auffassung entgegenzutreten. Bei beiden Arten gelang es mir, einen durch Invagination entstandenen dreischichtigen Ocellus mit invertierter Retina festzustellen, was also den Verhältnissen, wie sie bei den Hauptaugen der Spinnen beobachtet wurden, entspricht. So entstehen nach Hentschel die Hauptaugen der Spinnen durch eine taschenförmige Einstülpung. Die äußere Wand dieser Tasche verdickt sich und stellt die retinogene Schicht dar, während die innere sich verdünnt und die postretinale Membran liefert. Zu denselben Resultaten gelangte vorher schon Fred. Purcell bei den Phalangiden und faßte sie in dem Satz zusammen: „Die Augen der Phalangiden sind dreischichtig inverse Augen ektodermalen Ursprungs".

Ja, Purcell glaubt behaupten zu können, daß die vordern Mittelaugen der Spinnen, die Augen der Phalangiden sowie die Mittelaugen der Scorpione eine Reihe homologer Gebilde darstellen, was er damit begründet, daß alle diese durch eine invertierte Retina mit Retinulae oder wenigstens Rhabdomen charakterisiert sind.

Hiermit glaube ich, die Grundzüge der meisten für die Ocellenentwicklung in Betracht kommenden Anschauungen gegeben zu haben, und gehe daher zur Schilderung meiner eigenen Beobachtungen über.

## Die Entwicklung der Ocellen bei *Periplaneta orientalis*.

*Periplaneta orientalis* wie auch *Blatta germanica* besitzen nur 2 Ocellen (Fig. A). Diese sind auf der Stirn etwas oberhalb der Insertion der Antennen nach innen zu gelegen und unter dem Namen „Fenster" bekannt. Trotzdem *Periplaneta* so oft als Typus der Insecten-

anatomie verwendet wurde, so beschränken sich doch alle Angaben wie die Parker u. Hasswell's, B. Hatschek's, Kükenthal's etc. darauf, festzustellen, daß die Fenster wahrscheinlich rückgebildete Ocellen sind. Huxley dagegen zweifelt an der Ocellennatur dieser Gebilde. Von Carrière wurden die Ocellen zwar einer nähern Untersuchung unterzogen, doch gelangte auch er zu keinem wesentlichen Resultat, sondern konnte nur konstatieren, daß dieselben von auffallend großen Zellenmengen gebildet werden, in denen man 2 Schichten von Kernen und die an das ebene durchsichtige Chitin anstoßenden Stäbchen unterscheiden könne. Das Vorkommen von Stäbchen muß ich unbedingt bestreiten, da ich auf meinen außerordentlich zahlreichen Präparaten nirgends eine Spur von solchen entdecken konnte. Auch über die Funktion dieser Gebilde ist nichts Näheres bekannt, und ich werde daher am Ende der Entwicklung noch auf dieselbe zurückkommen.

Fig. A.
Kopf von *Periplaneta orientalis*, von vorn gesehen.

Um möglichst junge Stadien zu erhalten, wurden die abgelegten Cocons in feuchter Wärme aufbewahrt und so die in diesen eingeschlossenen Eier zum Ausschlüpfen gebracht. Dies gelang nur bei denen, die die Weibchen gleich nach dem Fangen ablegten; alle später abgelegten Cocons dagegen kamen nie zum Ausschlüpfen, was wohl eine Folge davon ist, daß die Tiere sich in der Gefangenschaft nicht mehr begatten. Bei den eben ausgeschlüpften Tieren fand sich noch keine Spur einer Ocellenanlage. Erst nach zweimaliger Häutung derselben konnte ich eine ovale Verdickung in der Hypodermis beobachten, die sich bei stärkerer Vergrößerung bereits als deutliche Invagination erwies. Die Hypodermiszellen hatten sich stark vermehrt, was zur Folge hatte, daß die Hypodermis eine solide Einstülpung bildete, die wohl die Form einer Tasche besitzt, deren Lumen aber ausgefüllt ist. Die Einstülpung hat ihren Ausgangs-

punkt unten und außen (Fig. 1 und Textfig. B *a*). Wir erhalten also als erste Augenanlage drei infolge der Invagination übereinandergelegte Schichten (*I, II* und *III* im Schema).

Die Cuticula über der Invaginationsstelle ist durchsichtig, besitzt sonst aber die gleiche Dicke wie die ihrer Umgebung. Eine Verbindung der Ocellenanlage mit dem Gehirn ist noch nicht vorhanden. Nach der 4. Häutung macht sich eine weitere starke Vermehrung der Zellen bemerkbar, infolgedessen die Einstülpung noch

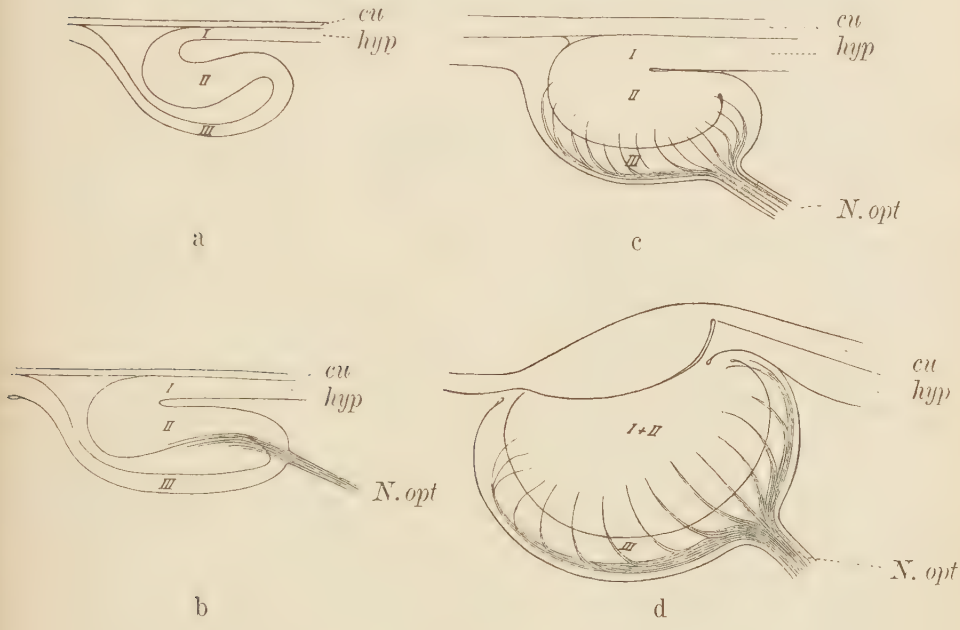


Fig. B.
Schema zur Entwicklung der Ocellen bei *Periplaneta orientalis*.
*cu* Cuticula, *hyp* Hypodermis, *N. opt* Nervus opticus.

zunimmt. Gleichzeitig findet sich dann auch eine Verbindung mit dem Gehirn. Die erste Anlage dieser geht vom Ocellus aus, indem man von demselben in der Richtung, die später der Nervus opticus einschlägt, Fibrillen verlaufen sieht, welche aber das Gehirn noch nicht erreichen. Der Nerv tritt dorsal und seitlich aus dem Ocellus aus und zwar aus der mittlern Schicht, welche dadurch als retinogene charakterisiert ist (Fig. 2 und Textfig. B *b*).

Nun tritt eine merkwürdige Entwicklungserscheinung auf, zu

deren leichterm Verständnis ich auf das Schema (S. 7) verweise, das mediane Frontalschnitte durch die 4 Hauptentwicklungsstadien darstellt. Die beiden äußern Schichten des Ocellus beginnen nämlich miteinander zu einer einzigen zu verschmelzen, so daß man nur noch aus der Orientierung der Kerne ihrer Zellen ersehen kann, daß diese aus 2 Schichten hervorgegangen ist (Textfig. B c und d). Die innerste Schicht differenziert sich mehr und mehr zu einer das Auge nach innen abschließenden Zellenlage, die ich, in Übereinstimmung mit der bei den Arachnoiden angewandten Terminologie, postretinale Membran nennen will.

Dieselbe ist eine Lage ziemlich flacher polygonaler Zellen, die bei den Ocellen anderer Insecten Pigment führen, wovon hier auch nicht die geringste Spur zu erkennen ist.

Auf dem geschilderten Stadium verläuft der Nervus opticus nicht mehr direkt zur retinogenen Schicht, sondern teilt sich beim Eintritt in den Ocellus in mehrere Bündel, die in der postretinalen Membran verlaufen, um von dort aus wieder kleinere Bündel äquatorial zur Retina zu entsenden (Fig. 3 und 4).

Beim ausgewachsenen Tier ist auch die letzte Spur von einer Zweischichtigkeit des äußern Teils des Ocellus verschwunden, indem die Zellen der beiden Schichten sich in der Richtung der Augenaxe anordnen, wodurch es den Anschein gewinnt, als ob der Ocellus in der Tat nur zweischichtig und die Einstülpung eine centrale sei (Textfig. B d). Erst auf diesem Entwicklungsstadium kann man von dem Vorhandensein einer Linse reden. Die Cuticula hat sich über dem Ocellus stark verdickt und eine biconvexe Form angenommen. Gleichzeitig zeigt die Retina eine Faltung (Fig. 6), deren Ursache ich jedoch nicht ergründen konnte. Zwischen den zur Retina verlaufenden Nervenbündeln befinden sich noch große polygonale Zellen, die mit der postretinalen Membran aus der dritten Schicht ihren Ursprung genommen haben und wahrscheinlich mit einem Tapetum identisch sind. An der Ursprungsstelle des Nervus opticus im Gehirn haben sich ziemlich zahlreich Ganglienzellen angesammelt, wobei es jedoch nicht mehr zur Bildung eines typischen Ganglion opticum kommt (Textfig. C).

Eine weitere Entwicklung erreicht der Ocellus bei *Periplaneta orientalis* nicht. Es kommt also weder zur vollständigen Differenzierung eines Glaskörpers und einer Retina mit Rhabdomen, noch zur Ausbildung von einem Tapetum und, was das Auffallendste ist, von Pigment. Hierdurch ist das Auge als ein außerordentlich ein-

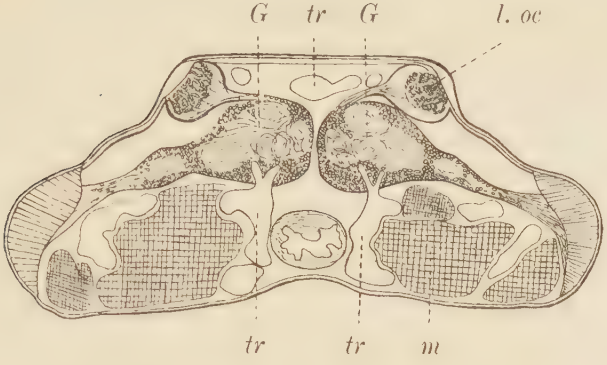


Fig. C.
Frontalschnitt durch den Kopf mit Ocellen einer ausgewachsenen *Periplaneta orientalis*.
*l. oc* lateraler Ocellus, *G* Gehirn, *tr* Trachee, *m* Muskel.

Fig. D.

Annähernd medianer Sagittalschnitt durch den Kopf von *Cloëon*.

*L. l. oc* Lage des lateralen Ocellus, *m. oc* Medianocellus, *G* Gehirn, *ug. unt* Schlundganglion, *tr* Trachee, *m* Muskel, *hyp* Hypodermis.

Den lateralen Ocellus zeigt ein früherer Schnitt, doch ist derselbe der Vollständigkeit halber hier punktiert eingezeichnet.

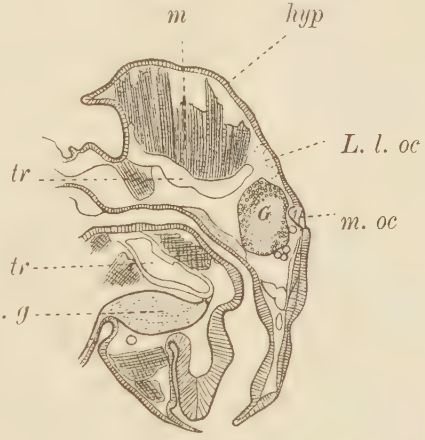


Fig. D.

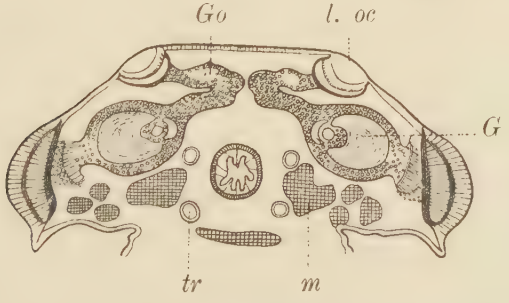


Fig. E.
Frontalschnitt durch den Kopf einer *Cloëon*-Larve.
*l. oc* lateral Ocellus, *G. o* Ganglion opticum, *G* Gehirn, *tr* Trachee.

faches charakterisiert. Diese Rückbildung ist wohl auf den Aufenthalt der Tiere im Dunkeln zurückzuführen und könnte zu der Annahme verleiten, man hätte es hier nicht mit lichtrecipierenden, sondern mit Leuchtorganen zu tun. Das ist aber nicht der Fall, denn ich habe die Tiere mehrfach im Dunkeln unter dem Mikroskop untersucht und nicht das geringste Leuchten bemerkt.

## Die Ocellen bei *Cloëon*.

### a) Anatomie.

Die Larven ebenso wie die Imagines von *Cloëon* besitzen 3 Stirnocellen. Bei der Larve liegen die beiden lateralen etwa zwischen Facettenaugen und Insertion der Antennen etwas nach der Mitte des Kopfes zu verschoben, der Medianocellus etwas tiefer am vordersten Stirnrande. Zu meinen Untersuchungen benutzte ich hauptsächlich die lateralen Ocellen, da sie viel größer und angenehmer zu orientieren sind als der Medianocellus (Textfig. D).

Schon Hesse gab in seinen „Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Tieren" eine Beschreibung vom Bau des *Cloëon*-Auges. Auf Grund meiner anatomischen wie entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung dieses Auges kann ich jedoch mich in mehreren Punkten nicht mit seiner Auffassung einverstanden erklären.

Der Ocellus von *Cloëon* besteht aus 3 Zellenschichten und ist nach außen von einer durchsichtigen, uhrglasförmig vorgewölbten Chitinschicht überzogen. Die äußere, dicht unter dem Chitin gelegene Schicht ist unzweifelhaft eine Linse, wie sie schon Hesse beschrieben hat und ich bestätigen kann. Dieselbe besteht aus dichten, fest aneinanderschließenden polygonalen Zellen mit sehr hellem, sich kaum färbendem Plasma und großen stark farbeannehmenden ovalen Kernen. Wie wir in der Entwicklung sehen werden, entsteht diese Linse aus der bei andern Ocellen zum Glaskörper werdenden Schicht, ist also nichts weiter als ein dem Glaskörper homologes Gebilde, das hier in Ermanglung einer cuticularen Linse deren Form angenommen hat und dadurch diese wie den Glaskörper ersetzt.

Den Übergang der Hypodermiszellen in diesen Linsenglaskörper konnte ich nämlich genau beobachten, was auch den Vermutungen Hesse's entspricht. Er beobachtete nämlich, daß die Linse an einem

Punkt ihrer distalen Oberfläche mit der Hypodermis zusammenhängt, die Hypodermiszellen sich an dieser Stelle verlängern und ihre basalen Enden der Linsenoberfläche auflegen, wobei sie seitlich auseinanderweichen. Dieses Bild habe auch ich oft erhalten und mich davon überzeugt, daß es lediglich auf ungeeignete Schnittrichtung zurückzuführen ist, wogegen bei richtiger Orientierung die Hypodermis nicht über die Linse wegzugehen scheint, sondern direkt in dieselbe übergeht (Fig. 12).

Hinter dieser zelligen Linse folgt eine Lage hexagonaler, prismenförmiger Zellen. Diese sind nach außen abgerundet, in ihrem proximalen, durch die Einstülpung dem Lichte zugewandten Teile liegt der große ovale Kern. Am entgegengesetzten, durch die Einstülpung vom Lichte abgewandten Ende haben sie die Stäbchen ausgebildet. Diese Zellenschicht, die Hesse als Glaskörper schildert, muß die Retina sein, denn ich habe ja gezeigt, daß die celluläre Linse bereits einem Glaskörper entspricht. Allerdings trennt Hesse bei dieser Benennung den stäbchenführenden Teil dieser Zellen von denselben und rechnet ihn zu der innern Schicht des Auges. Dies ist aber unzutreffend, wie ich mich auf jungen Stadien überzeugte (Fig. 7), wo noch eine scharfe Grenze zwischen dem stäbchenführenden Teil der Retina und der innersten Schicht vorhanden war und auch die Zellen der letztern noch nicht zahlreich genug waren, um die vorhandenen Stäbchen ausgebildet haben zu können. Oft fand ich auch bei ältern Stadien einen infolge der Konservierung oder beim Schneiden entstandenen Spalt zwischen jenen beiden Schichten. Durch das starke Wachstum der Zellen der innersten Schicht, die, wie wir später sehen werden, ein Tapetum darstellen, wurde nun die Retina vom Augengrunde vorgedrängt, wodurch auch die außerordentliche Verlängerung der zutretenden Nervenfasern erklärlich wird.

Was nun die Stäbchen selbst anbelangt, so besitzen sie eine ganz eigentümliche Anordnung. Betrachtet man einen senkrecht zur Augenachse durch die Stäbchenregion geführten Schnitt (Fig. 8), so sieht man zwischen den genau sechseckigen Retinazellen, also da, wo jeweils 2 Zellen aneinandergrenzen, eine cuticulare Substanz, die wahrscheinlich von beiden Zellen gemeinsam ausgeschieden wird und sich auf die ganze Breite der Berührungsfläche erstreckt. Dadurch entsteht auf dem oben erwähnten Schnitt das Bild eines aus Sechsecken zusammengesetzten Netzwerkes. Diese Sechsecke stellen die Stäbchen dar, die untereinander verschmolzen sind. Auf einem durch die Augenachse geführten Schnitt erscheinen diese Gebilde als

Verdickungen der Zellgrenzen. Sie erstrecken sich jedoch nur auf den innersten Teil derselben und besitzen ein Fünftel bis ein Drittel der Länge der zugehörigen Zellen. Nach innen und außen schneiden sie scharf ab.

Durch diese sonderbare Anordnung und Struktur wird allerdings der stäbchenartige Charakter dieser Gebilde einigermaßen in Zweifel gestellt. Es wäre ja die Möglichkeit vorhanden, daß es sich um Kittsubstanz handelt, doch ist es wenig wahrscheinlich, da sonst dieselbe sich auf die ganze Berührungslinie der Zellen erstrecken und nicht so scharf abschneiden würde. Da es nun auch das einzige Gebilde im Ocellus ist, welches das Aussehen und die Lage von Stäbchen besitzt, so bin ich zu der Ansicht gekommen, daß es sich hier wirklich um Stäbchen handelt. Hierin wurde ich auch noch dadurch bestärkt, daß Redikorzew bei *Syrphus* und andern Dipteren ganz ähnliche Gebilde beobachtete, die er auch als Stäbchen bezeichnen zu können glaubte. Soweit die Stäbchen reichen, ist das Plasma der Retinazellen homogen und färbt sich mit Bleu de Lyon kornblumenblau, im übrigen Teile aber ist es stark granuliert.

Die Substanz der Stäbchen wird in den Retinazellen ausgeschieden, bleibt in Tröpfchen im Protoplasma suspendirt und wandert dann an die Peripherie der Zellen. Diesen Vorgang konnte ich aus mehreren Präparaten erschließen, indem ich in dem innern Teil der Retinazellen kleine homogene Kügelchen fand, die bei Färbung vollständig die gleiche Farbe angenommen hatten wie die Stäbchen.

Nach einwärts von letztern folgt nun eine dicke Zellenlage, die sich aus Pigmentzellen, Tapetum und Nervenfasern zusammensetzt.

Die Pigmentzellen bilden eine das Auge nach innen dicht abschließende Hülle, die sich sowohl bis unter die angrenzende Hypodermis als auch auf den Nervus opticus bis zum Ganglion opticum erstreckt. Sie sind flache, polygonale Zellen und führen ein feinkörniges, tiefbraunes Pigment. An diese postretinale Membran in engerm Sinne schließt sich noch ein Tapetum, das bisher noch bei keinem andern Insect beobachtet worden ist.

Betrachtet man das lebende Tier unter dem Mikroskop bei auffallendem Licht, so überrascht einen sofort der starke silberne Reflex der Ocellen. Dieser wird durch das Tapetum hervorgerufen, eine Zellenschicht, die nach innen an die Retina anschließt und den Raum zwischen den zutretenden Nervenfasern dicht ausfüllt.

Die Zellen desselben sind langoval bis spindelförmig, besitzen

einen großen, runden Kern, der ziemlich in der Mitte gelegen ist, und schließen, wie ich mich auf einem in physiologischer Kochsalzlösung zerzupften Präparate überzeugen zu können glaubte, stäbchenförmige Kristalle ein, die eben der Ausgangspunkt des Leuchtens sind.

Zwischen diesen Zellen treten die Nervenfasern hindurch und verbinden sich mit dem stäbchenführenden Ende der Retinazellen. Es macht den Eindruck, als ob die schlauchförmige Nervenfaser die Zelle umspönne und nur ein axialer Faden in diese selbst eindringe. So beobachtete ich bei Querschnitten durch die Gegend der Verbindung des Nerven mit der Retinazelle in der Achse der letztern eine heller gefärbte, runde Stelle, die vermutlich den querdurchschnittenen Achsenfaden des Nerven vorstellt. Mit Sicherheit konnte ich jedoch den Eintritt des Nerven nicht feststellen, da einerseits sich die Nerven auf Schnitten sehr schlecht färben, andrerseits mir eine Isolierung derselben durch Maceration nicht gelang. Den Nervus opticus sieht man in den Augenbulbus etwas seitlich eintreten und sich alsdann in 5 Bündel teilen, die auf jüngern Stadien nach dem Augenäquator verlaufen (Fig. 9), während sie auf ältern direkt durch das Tapetum ihre Fasern an die Retinazellen treten lassen. Diese Fasern sind zuerst außerordentlich fein, wachsen aber dann schlauchförmig an, so daß ich vermute, daß sie von einer Scheide umgeben sind. In dem Verlauf des Nervus opticus vom Ganglion bis zum Auge sehen wir viele große, runde Kerne, die offenbar Ganglienzellen angehören, deren Zellgrenzen man nicht deutlich unterscheiden kann. In den Retinazellen wie zwischen den einzelnen Nervenbündeln des Nervus opticus sehen wir keine Spur von Pigment, was auch für erstere schon Hesse festgestellt hat.

Endlich möchte ich noch die beim Eintritt des Nerven in den Augenbulbus liegenden, kleinen, birnförmigen Zellen erwähnen, über deren Natur ich mir keine Klarheit verschaffen konnte. Ähnliche Zellen wurden auch von Graber und Mark in Spinnenaugen gefunden und für zwischen Retinazellen und Nervenfasern vermittelnde bipolare Ganglienzellen gehalten. Die von Redikorzew bei *Cimbex*-Raupen beobachteten Zwischenzellen halte ich nicht für dieselben Gebilde und vermute, daß sie den bei *Periplaneta* zwischen den Nervenfasern gefundenen identisch sind.

In der Deutung dieses innersten Teiles des Auges sind Hesse und ich zu ganz verschiedenen Resultaten gelangt. Hesse hält die von mir Nervenfasern genannten Gebilde für Retinazellen und bildet am distalen Ende dieser die Stäbchen ab. Sein Irrtum ist jedoch

leicht erklärlich, da er die Entwicklung des Ocellus nicht kannte und außerdem die Ocellen der Imago untersuchte, die ein sehr schwer verständliches Bild zeigen, indem die Grenze zwischen Retina und postretinaler Membran bei ihnen stark verwischt ist.

Einen Kern, wie Hesse angibt, konnte ich in diesen Fasern nirgends finden, denn die von Hesse in Betracht gezogenen Kerne gehören einesteils den Tapetumzellen, andernteils jenen birnförmigen Zellen am Augengrunde an, über deren Funktion ich noch im Zweifel bin. Diese letztern sind es offenbar, die Hesse zu der irrigen Annahme verleitet haben. Die Beweise für meine Auffassung ergibt am besten die Entwicklung selbst.

### b) Entwicklung.

Leider bin ich nicht in der Lage, die allererste Anlage des Ocellus wie bei *Periplaneta* zu geben, da ich wegen der ungünstigen Jahreszeit nicht imstande war, mir Eier und somit ganz junge Larven zu verschaffen. Die jüngsten Stadien (ungefähr 2 mm groß) zeigten bereits eine fortgeschrittenere Entwicklung. Jedoch kann auch hier kein Zweifel bestehen, daß es sich um eine Invagination handelt, an der wir 3 Schichten zu unterscheiden haben, die äußerste, die sich später zur cellulären Linse entwickelt, die mittlere oder retinogene und die innerste Schicht, aus der Pigmenthülle, Tapetum und Nervenfasern hervorgehen (Fig. 7). Die einzelnen Schichten des Ocellus bleiben nämlich während des Larvenlebens dauernd mit der Hypodermis in Verbindung und lassen so die Reste der Invagination deutlich erkennen. Ob dies auch noch bei der Imago der Fall ist, konnte ich bis jetzt noch nicht definitiv feststellen.

Auf meinem jüngsten Stadium (Fig. 7) liegt direkt unter der Cuticula eine Schicht, die außerordentlich dünn ist. Ihre Zellen sind lang ausgezogen und liegen der Cuticula flach an. Aus ihr sehen wir später die celluläre Linse entstehen. Von dieser Zellenlage geht von der nach außen gewandten Seite eine Einstülpung aus, welche, wie bereits gesagt, auch auf spätern Stadien mit der Hypodermis durch einen Stiel in Verbindung bleibt. Dieser Invaginationsstiel geht in 2 Zellenlagen über, die der zweiten und der dritten Lage des fertigen Auges entsprechen. Die zweite, die mittlere des ganzen Ocellus, ist die stärkste. Sie ist nach meiner Auffassung die retinogene Schicht. Ihre Zellen sind ziemlich parallel zur Augenachse angeordnet und führen bereits auf diesem Stadium an ihrem ursprünglich dem Lichte zugewandten, infolge der Invagination nun-

mehr abgewandten Ende die Stäbchen. Die die postretinale Membran darstellende innerste Schicht hat sich schon in zwei Zellenlagen gesondert, das Tapetum und die Pigmentschicht. Die Tapetumzellen sind aber noch in ziemlich geringer Zahl vorhanden und zeigen keine regelmäßige Anordnung, so daß sie, wie bereits erwähnt, schon ihrer Zahl nach nicht genügen würden, um die vorhandenen Stäbchen ausgebildet zu haben, was ebenfalls die Zugehörigkeit letzterer zur mittlern Schicht beweist. Zwischen diesen Tapetumzellen verlaufen hier noch keine Nervenfasern an die Retinazellen. Dagegen umgeben die Pigmentzellen den Ocellus schon als eine dichte Hülle. Die Cuticula ist über dem Ocellus durchsichtig, zeigt aber noch keine Verdickung. Auf diesem Stadium ist eine Verbindung mit dem Gehirn schon vorhanden; die Nervenbündel, die von außerordentlicher Feinheit sind, verlaufen aber im Innern des Auges noch äquatorial in der Pigmentschicht, wovon man sich leicht auf entpigmentierten Präparaten überzeugen kann (Fig. 9).

Auf einem spätern Stadium (Fig. 10) beginnt die äußerste Schicht an Dicke zuzunehmen, durchsichtig zu werden und eine linsenförmige Wölbung anzunehmen. Es findet also keineswegs eine Einwanderung mesodermaler Zellen statt, die die celluläre Linse bilden, sondern diese geht direkt aus der äußersten Schicht des Ocellus hervor, ist also der Glaskörperschicht anderer Ocellen homolog. An der Retinaschicht (Fig. 10 und 11) macht sich auf diesen spätern Stadien nur ein geringes Größenwachstum der Zellen bemerkbar. Dagegen vermehren sich die Tapetumzellen stark, und man sieht zwischen denselben die Nervenfasern hindurchtreten. Den Übergang zwischen diesem und dem vorhergehenden Stadium konnte ich genau verfolgen, da einige Präparate Bilder zeigten, wo auf der einen Seite des Auges bereits die Nervenfasern durch das Tapetum hindurch an die Retinazellen traten, während die andere Seite noch frei davon war, indem die Nervenfasern noch äquatorial in der Pigmentschicht verliefen. Die Pigmenthülle erstreckt sich jetzt auch auf den Nervus opticus bis zum Gehirn.

Beim Ocellus der zum Ausschlüpfen reifen Larve hat die Linse ihre volle Entwicklung erreicht (Fig. 12). Die Kerne ihrer Zellen sind ganz distal gerückt und liegen mit wenigen Ausnahmen direkt unter der Cuticula. Die Retina zeigt gegen das vorige Stadium keine Veränderung. Die Nervenfasern haben sich verdickt und machen einen schlauchartigen Eindruck.

Fassen wir nun die Entwicklung der an die Retinazellen treten-

den Nervenfasern nochmals kurz zusammen, so sahen wir sie aus außerordentlich feinen Nervenfasern hervorgehen, die noch äquatorial in der Pigmentschicht zur Retina verliefen, während diese selbst gegen das Tapetum scharf abgegrenzt war. Allmählich trat mit dem Dickenwachstum der Nervenfasern eine Verkürzung und infolgedessen auch eine Verlagerung derselben ein, aus ihrem äquatorialen Verlauf gingen sie zu dem direkt an die Retinazellen führenden über, so daß auf Übergangsstadien teils noch äquatorial verlaufende, teils schon direkt durch das Tapetum hindurchtretende Nervenfasern sichtbar waren. Zuletzt fanden wir, daß alle Nervenfasern durch das Tapetum hindurchtraten und von schlauchartiger Beschaffenheit waren. Dieser Verlauf derselben ist also nicht der ursprüngliche, sondern hat sich erst sekundär so gestaltet.

Das Tapetum füllt jetzt vollständig die zwischen den Nervenfasern liegenden Zwischenräume aus. An der Eintrittsstelle des Nervus opticus in den Bulbus machen sich noch einige kleine Zellen bemerkbar, über deren Ursprung ich mir nicht im klaren bin. Im Verlauf des Nervus opticus hat sich ein Ganglion opticum gebildet (Textfig. E).

## Schluß.

Die Entwicklung des Ocellus bei *Cloëon* zeigt also im wesentlichen dasselbe Bild wie bei *Periplaneta*, nur kommt es hier zu einer weit höhern Entwicklung und der damit zusammenhängenden weitgehendern Differenzierung der einzelnen Schichten. Das Resultat der Entwicklung der Stirnaugen bei beiden ist also ein durch Invagination der Hypodermis entstandenes dreischichtiges Auge, aus dessen mittlerer Schicht sich die inverse Retina differenziert.

Was nun die dieser Auffassung widersprechenden Resultate Redikorzew's und Zavřel's betrifft, so glaube ich nach einer Reihe von Präparaten, die ich von *Vespa* herstellte, mich dahin aussprechen zu können, daß bei Hymenopteren die Ocellen auf die gleiche Weise entstehen, es aber außerordentlich schwierig ist, diesen Vorgang zu beobachten, da er sich offenbar auf einem sehr frühen Stadium des Larvenlebens abspielt und sehr rasch abläuft.

Durch Mitteilungen über die erste Augenanlage bei der *Cloëon*-Larve und Untersuchungen, die ich in nächster Zeit über die Entwicklung der Stirnocellen bei andern Ordnungen der Insecten anstellen werde, hoffe ich noch weitere Beweise für meine Auffassung erbringen zu können.

## Literaturverzeichnis.

1886. Bertkau, Ph., Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Arthropoden. I. Die Augen der Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 27.

1885. Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, München.

1886. —, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane: Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen, in: Zool. Anz., V. 9.

1890. —, Bau und Entwicklung des Auges bei zehnfüßigen Crustaceen und Arachnoideen, in: Biol. Ctrbl., V. 9.

1880. Graber, V., Ueber das unicorneale Tracheaten- und speziell Arachnoiden- und Myriapodenauge, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 17.

1879. Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

1880. —, Ueber die Augen einiger Myriapoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 18.

1899. Hentschel, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat.

1901. Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren: Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., V. 70.

1901. Heymons, R., Die Entwicklungsgeschichte des Skolopender, in: Zoologica, V. 13, Heft 33.

1893. Korschelt, E. und K. Heider, Lehrb. d. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere.

1883. Lankester, Ray and Bourne, The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpion and Limulus, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), V. 23.

1864. Leydig, F., Das Auge der Gliedertiere. Tübingen 1864.

1886. Locy, W. A., Observations of the development of Agelena naevia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 12.

1887. Mark, C. L., Simple eyes in Arthropods, ibid., V. 12.

1887. Pankrath, O., Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven, in: Z. wiss. Zool., V. 49.

1887. Parker, G. H., The eyes in Scorpions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 13.

1896. —, Pigment migration in the eyes of Palaemonetes, in: Zool. Anz., V. 19, No. 506.

1897. —, Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 30.

1899. —, The photomechanical changes in the retinal pigment of Gammarus, ibid., V. 35.

1886. Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 6.

1887. —, a) Eyes of Molluscs and Arthropods, in: J. Morphol., V. 1.

1887. —, b) Studies on the eyes of Arthropods. I. Development of the eyes of Vespa, with observation on the ocelli of some Insects, ibid., V. 1.

1887. —, c) Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius, ibid., V. 1.

1887. —, d) Segmental-sense-organs of Arthropods, ibid., V. 2.

1891. —, Is the Ommatidium a Hair-bearing Sense bud?, in: Anat. Anz., V. 5.

1893. —, On the morphology and physiology of the brain and sense-organs of Limulus, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 35.

1894. Purcell, F., Ueber den Bau der Phalangiden-Augen, in: Z. wiss. Zool., V. 58.

1900. Redikorzew, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, ibid., V. 68.

1896. Rosenstadt, B., Zur morphologischen Beurteilung der Augen von Scutigera, in: Zool. Anz., V. 19.

1902. Zavřel, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von Vespa, in: SB. böhm. Ges. Wiss., Prag 1902.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdruckerei), Naumburg a. S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.